REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, nº 50: 851-867 — Décembre 1971

Einfluss von Licht und Temperatur auf die Schwärmzeit von *Chironomus plumosus* L. im Jahresverlauf

von

F. RÖMER und S. ROSIN
Zoologisches Institut der Universität Bern,
Abteilung für Genetik und für Biologie der Wirbellosen.

Mit 5 Textabbildungen und 2 Tabellen

Chironomus plumosus L. gilt wie andere Chironomiden als Dämmerungsschwärmer (SYRJÄMÄKI, 1966 und 1967; KOSKINEN 1969), doch können zuweilen kleinere Schwärme bei vollem Sonnenlicht festgestellt werden (FISCHER, 1969 *b*; eigene Beobachtungen). Ähnliches erwähnt HILSENHOFF (1966): am Winnebago-See (USA) schwärmt *Ch. plumosus* hauptsächlich während der Abend und Morgendämmerung, jedoch auch zu jeder anderen Tageszeit. Diese Beobachtungen sprechen dafür, dass ausser dem tagesperiodischen Lichtwechsel noch andere Faktoren beim Schwärmen eine Rolle spielen.

SYRJÄMÄKI (1966) hat bei der nahe verwandten Art *Ch. pseudothummi* Strenzke gezeigt, dass der Lichtintensitätsbereich während des Schwärmens stark von der Lufttemperatur abhängig ist. Unsere Untersuchungen bestätigen diese Befunde für *Ch. plumosus* und zeigen, dass die Wassertemperatur als weiterer Faktor hinzukommt.

Ch. plumosus schwärmt an den Ufern des Wohlensees bei Bern vom Mai bis in den Oktober. Während dieser ausgedehnten Schwärmperiode variieren die Sonnenuntergangszeiten, die Luft- und die Wassertemperaturen ganz beträchtlich. Die Bedeutung, die der Tageszeit, dem Licht und der Temperatur für das Schwärmen zukommen, kann deshalb an dieser Art besonders gut untersucht werden.

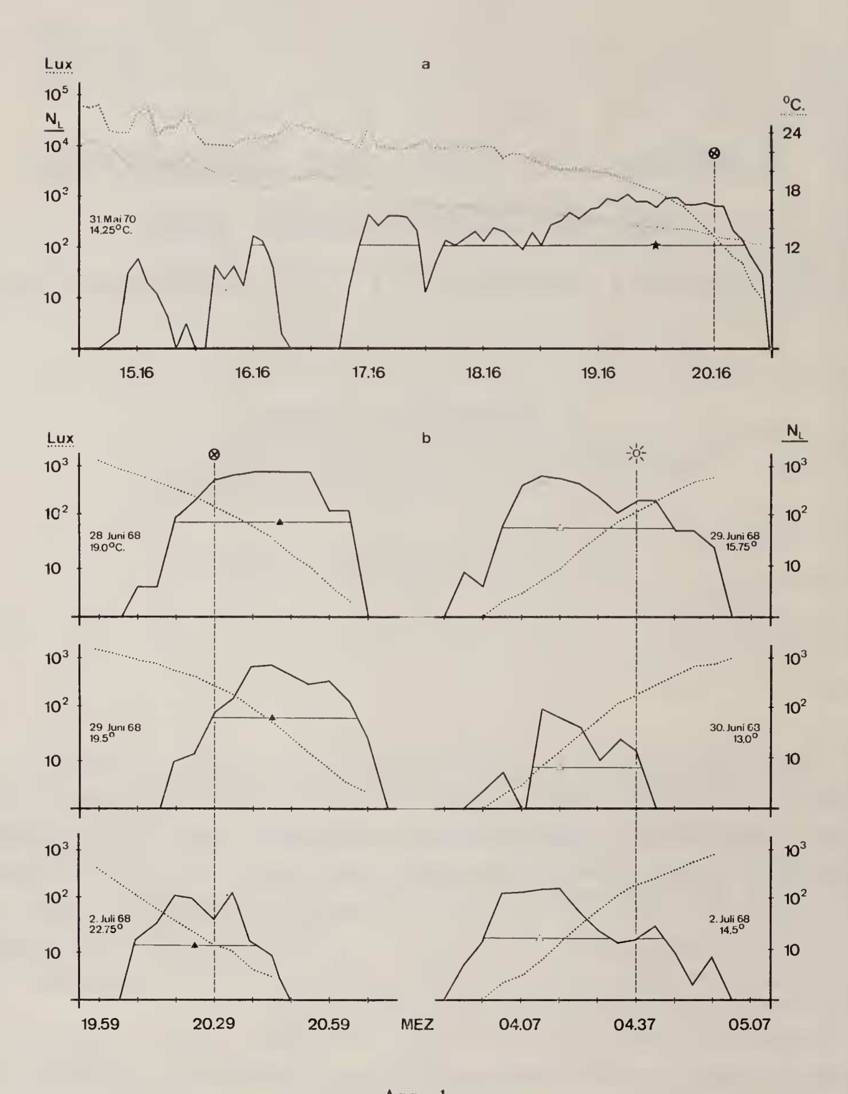


ABB. 1.

Schwärmzeit und Schwarmgrösse bei verschiedenen Licht- und Temperaturbedingungen *a)* Abenddämmerungsschwärmen im Frühjahr (31. Mai 1970). *b)* Abend- und Morgendämmerungsschwärmen kurz nach der Sonnenwende (28. Juni — 2. Juli 1969). — Abszisse: MEZ mitteleuropäische Zeit; senkrechte, gestrichelte Linie: mathematischer Sonnenuntergang bzw Sonnenaufgang für Bern. — Ordinate: punktierte Linie: Lichtintensität in Lux; dünn-punktierte Linie: Lufttemperatur in °C.; ausgezogene Kurve: Schwarmgrösse N_L (Zahl der durch Locktöne erfassten Männchen); waagrechte Linien: Schwärmzeiten. Übrige Symbole wie in Abb. 2.

MATERIAL UND METHODE

Auf dem etwa 100 m vom Wohlensee bei Bern (46° 58′ N; 7° 19′ E) entfernten Beobachtungsfeld, einer gegen den See hin offenen Waldlichtung, bildet sich regelmässig während der ganzen Schwarmsaison über der als optische Marke wirkenden Versuchsapparatur ein Schwarm (Römer, 1970*a*, S. 604). Ausserhalb der Schwärmzeit sitzen die Mücken auf der Vegetation, besonders häufig auf der Unterseite von Buchenblättern. Während dieser Ruhephase reagieren sie nicht auf Locktöne.

Als Mass für die Schwarmgrösse diente die Zahl der mit vorgespielten Tönen angelockten Männchen (Römer, 1970*b*, S. 949*f.*). Für jeden Beobachtungstag wurden die Versuchsserien zeitlich so angesetzt, dass der mathematische Sonnenuntergang für Bern genau zwischen zwei Serien fiel; somit entsprechen sich die Messwerte verschiedener Tage genau in ihrem zeitlichen Verlauf bezogen auf den Sonnenuntergang. Als maximale Schwarmgrösse diente ein Mittelwert aus den drei Locktonserien mit der grössten Aufprallhäufigkeit (Römer und Rosin, 1969); die Zeit, während der der Schwarm mindestens 10% dieser Maximalgrösse erreichte, ist als Schwärmzeit definiert worden (Abb. 1). Die Lichtintensität wurde mit einem Luxmeter alle 5 Minuten zu Beginn jeder Versuchsserie gegen den Zenith hin gemessen (Luxmeter: Typ UVA — Lux der Firma Gossen, BRD; zum Vergleich mit anderen Untersuchungen müssen die Werte noch mit einem Korrekturfaktor für Tageslicht von 1,2 multipliziert werden).

Das Beobachtungsfeld liegt jeweils schon einige Zeit vor dem mathematischen Sonnenuntergang im Schatten. Zur Zeit der Sonnenwende herrschen bei Sonnenaufgang und -untergang dort spiegelbildliche Lichtverhältnisse (Abb. 1*b*). Die Horizontlinie wird gegen Osten und Westen durch dichten Mischwald gebildet.

Die Lufttemperatur und die Luftfeuchtigkeit sind beim Schwarmplatz in 1,4 m Höhe über dem Boden mit einem Thermohygrographen gemessen worden. Die Wassertemperatur des Wohlensees ist im Rahmen einer anderen Untersuchung (Klötzli, Römer und Rosin, 1971) am Grund einer 4 m tiefen Stelle durch einen allerdings nicht sehr empfindlichen Monatsthermographen registriert worden. Da der See keine Temperaturschichtung zeigt, dürfte diese Temperatur für weite Gebiete des Seebodens gelten.

DIE ABENDLICHEN SCHWÄRMZEITEN IM JAHRESVERLAUF (Abb. 2 und Tab. 1)

In den Jahren 1967 bis 1970 sind die Abendschwärmzeiten vom 4. Mai bis am 12. Oktober an 56 Tagen registriert worden. Während dieser Zeit verschiebt sich der Sonnenuntergang zunächst von 19.44 Uhr MEZ (4. Mai) um 45 Minuten auf 20.29 (Sonnenwende) und danach bis am 12.10. wieder um 160 Minuten auf 17.49 Uhr zurück.

Die Schwärmzeit beschreibt einen ähnlichen Jahresbogen; nur verläuft er viel steiler als der Bogen der Sonnenuntergangszeiten: Bis zur Sonnenwende liegt

die Zeit der maximalen Schwarmgrösse vor Sonnenuntergang, von da an bis am 21.8. jedoch nach Sonnenuntergang und nach diesem Datum wieder vorher. Die Helligkeit zur Zeit des Schwärmens ist also im Jahresverlauf starken Schwankungen unterworfen.

DIE HELLIGKEIT WÄHREND DER ABENDLICHEN SCHWÄRMZEIT IM JAHRESVERLAUF
(Abb. 3)

Zur Zeit des Sonnenuntergangs herrschen stets vergleichbare Lichtverhältnisse. Von etwa 10 000 Lux zwei Stunden vor Sonnenuntergang sinkt die Lichtintensität auf Werte, die bei Sonnenuntergang und wolkenlosem Himmel um 200 Lux betragen. 30 Minuten nach Sonnenuntergang liegt die Lichtintensität jeweils unterhalb 10 Lux (Abb. 1).

Die Schwärme bilden sich zur Zeit dieser beträchtlichen Helligkeitsänderungen. Abb. 2 und Abb. 3 zeigen aber, dass die oben erwähnte Verschiebung der

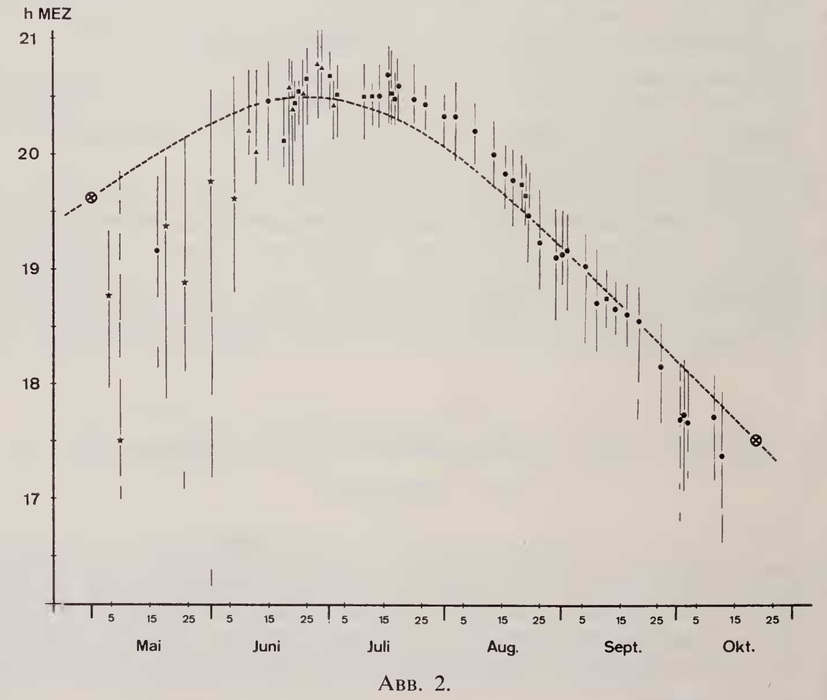


Abb. 2.

Abendliche Schwärmzeiten im Jahresverlauf. Dicke, gestrichelte Linie: Mathematischer Sonnenuntergang für Bern. — Senkrechte, dünne Linien: Schwärmzeit. — Die Sterne (1970), die Kreise (1969), die Dreiecke (1968) und die Vierecke (1967) bezeichnen die Zeit der maximalen Schwarmgrösse.

:hwärmzeiten relativ zu den Sonnenuntergangszeiten zu einer beträchtlichen ariation in den Helligkeitswerten zur Schwärmzeit führt: Im Frühjahr und erbst erreicht der Schwarm seine maximale Grösse zwischen 5000 Lux und 00 Lux, von Mitte Juli bis Mitte August jedoch erst, wenn die Lichtintensität ıf 50 Lux bis 10 Lux abgesunken ist (Tab. 1). Die Mücken schwärmen also wohl :i relativ geringer Helligkeit, im Verlaufe der Jahreszeit jedoch bei Lichtintensiten, welche um zwei Zehnerpotenzen auseinanderliegen können.

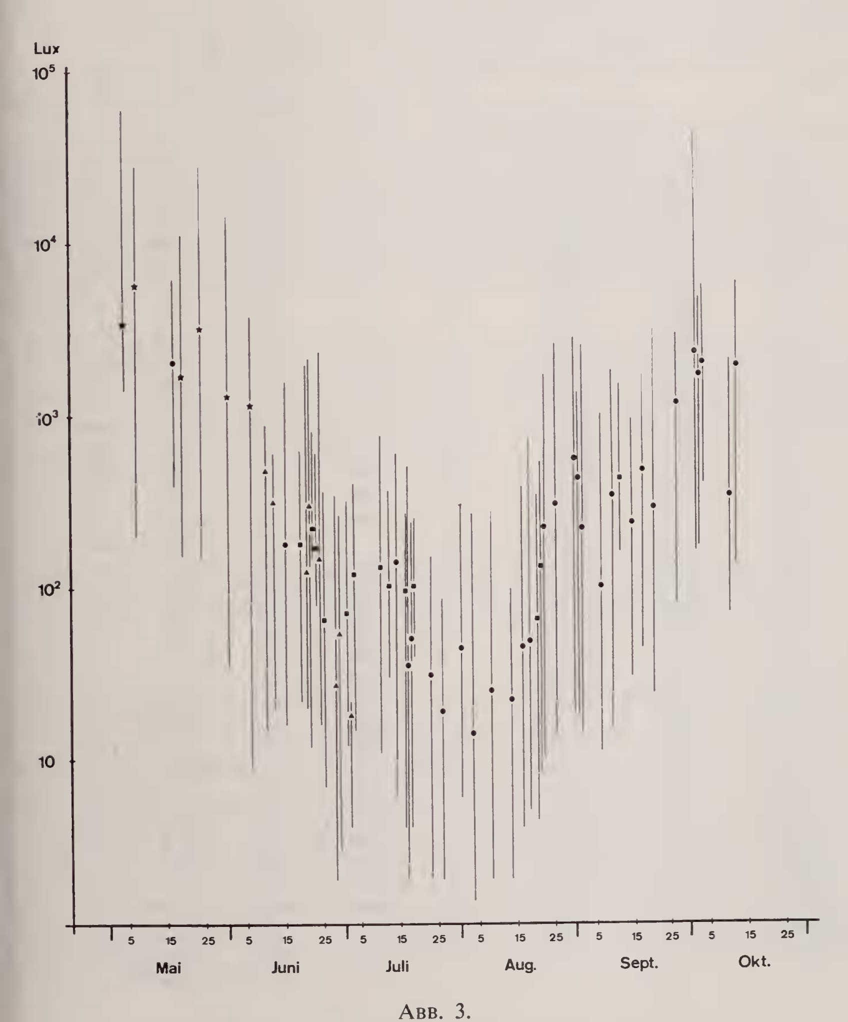


ABB. 3.

Lichtintensitätsbereiche während der Schwärmzeit im Jahresverlauf.
Symbole wie in Abb. 2.

Tab. 1

Messwerte zu den Beobachtungstagen der Jahre 1969 und 1970. U) *Zeit, bzw Lich intensität beim mathematischen Sonnenuntergang für Bern.* S max.) *Zeit, bzw Lich intensität bei maximaler Schwarmgrösse.* D) *Zeitliche Differenz zwischen* U *und* S ma L) *Lufttemperatur zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse.* W) *Mittlere Wassertemperat von 200 Grad-Tagen vom Vortag des Schwärmens an zurückgezählt.* K) *Kombinier Temperatur :* L + 0,8135 W, *vergl. Text.*

Datum	MEZ		Min.	Lux		°C		
	U	S max.	D	U	S max.	L	W	K
4. 5.70	19.44	18.46	−58	400	3400	13.5	6.2	18.5
7. 5.70	19.48	17.31	−137	160	5700	16.8	6.5	22.1
17. 5.69	20.00	19.10	−50	165	2050	15.3	9.1	22.7
19. 5.70	20.03	19.23	−40	170	1700	14.0	7.6	20.2
24. 5.70	20.08	18.43	−25	150	3200	14.5	7.9	20.9
31. 5.70	20.16	19.46	−30	170	1300	14.3	9.0	21.6
6. 6.70	20.22	19.37	−45	120	1150	16.0	9.7	23.9
15. 6.69	20.27	20.27	0	180	180	16.3	12.2	26.2
14. 7.69	20.23	20.30	+ 7	270	140	17.5	15.3	29.9
17. 7.69	20.22	20.42	+20	200	35	20.3	15.4	32.8
18. 7.69	20.21	20.36	+15	190	50	19.3	15.4	31.8
23. 7.69	20.14	20.29	+15	157	31	21.0	15.1	33.3
26. 7.69	20.11	20.26	+15	100	19	20.5	16.3	33.8
31. 7.69	20.05	20.20	+15	300	44	17.3	17.3	31.4
3. 8.69	20.00	20.20	+20	200	14	17.8	17.3	31.9
8. 8.69	19.53	20.13	+20	300	25	18.5	17.6	32.8
13. 8.69	19.45	20.00	+15	75	22	18.0	18.7	33.2
16. 8.69	19.40	19.50	+10	170	44	14.3	19.1	29.8
18. 8.69	19.36	19.47	+11	300	48	14.8	18.9	30.2
22. 8.69	19.28	19.28	0	220	220	14.3	18.4	29.3
25. 8.69	19.24	19.14	−10	130	300	12.8	17.5	27.0
30. 8.69	19.15	19.07	− 8	230	550	12.5	15.9	25.4
31. 8.69	19.13	19.08	− 5	200	430	13.8	15.6	26.5
1. 9.69	19.11	19.09	− 2	170	222	15.8	15.2	28.2
6. 9.69	19.02	19.02	0	100	100	16.0	14.6	27.9
9. 9.69	18.56	18.43	−13	100	336	15.5	14.8	27.5
14. 9.69	18.46	18.40	− 6	80	236	14.3	15.6	27.0
17. 9.69	18.39	18.37	− 2	390	475	13.5	15.9	26.4
20. 9.69	18.33	18.33	0	285	285	12.0	15.8	24.9
26. 9.69	18.21	18.09	−12	390	1180	14.0	15.3	26.4
1.10.69	18.11	17.41	−30	160	2300	13.5	15.0	25.7
2.10.69	18.09	17.44	−25	290	1700	10.8	15.0	23.0
3.10.69	18.07	17.40	−27	400	1990	14.0	15.0	26.2
10.10.69	17.53	17.43	−10	220	340	11.3	14.5	23.1
12.10.69	17.49	17.22	−27	300	1920	12.8	14.4	24.5

Trotz der im Jahresverlauf sehr grossen Unterschiede sind aber für einen bestimmten 'ag die Helligkeitsverhältnisse für das Schwärmen von ausschlaggebender Bedeutung, vie die folgenden Beobachtungen bei wechselnder Bewölkung zeigen.

Die unterschiedlichen Helligkeiten zur Zeit des Sonnenunterganges (Tab. 1) sind uf atmosphärische Unterschiede zurückführbar. Dicke Wolkendecken bewirken eine 'erdunkelung, lockere Schönwetterwolken oder Dunst dagegen eine reflexionsbedingte :rhellung. Solche Unregelmässigkeiten wirken sich auf das Schwärmen aus.

Abb. 1 *a*: Am 31.5.70 zogen bei leichtem Westwind sehr dicke und sehr breite Volkenbänke vorüber, was zu starker Verdunkelung und Wiederaufhellung führte. Bei orzeitiger Verdunkelung von 15.01 bis 15.11, von 15.26 bis 15.36 und von 15.46 bis 6.26 Uhr bildete sich mit einer gewissen zeitlichen Verzögerung je ein kleiner Schwarm, ler wieder verschwand. Während einer Aufhellung von etwa 35 Minuten Dauer waren 'on 16.26 bis 17.01 alle Mücken wiederum verschwunden. Erst von 17.06 an wuchs der ichwarm erneut zu beachtlicher Grösse heran.

Abb. 1 *b* zeigt die Schwarmgrösse und die Lichtintensität an drei Abenden mit ınterschiedlichen Lichtverhältnissen zur Zeit der Sonnenwende. Am 28.6.68 war der Himmel wolkenlos, am 29.6.68 war es infolge leichter Bewölkung etwas heller und am :.7.68 verdunkelte eine zusammenhängende Decke aus schweren Gewitterwolken den Himmel ausserordentlich früh. Die Schwärmzeiten an diesen drei Tagen sind den Licht- 'erhältnissen entsprechend verschoben; besonders deutlich kommt dies am 2.7.68 zum Ausdruck.

Die jahreszeitliche Verschiebung der beim Schwärmen herrschenden Licht- ntensitäten von weniger als 50 Lux bis auf über 5 000 Lux kann ihren Grund n den wechselnden Temperaturverhältnissen haben. Die Bedeutung der Tem-)eratur soll daher näher untersucht werden.

DIE HELLIGKEIT WÄHREND DER SCHWÄRMZEIT IN ABHÄNGIGKEIT VON DER LUFTTEMPERATUR

Abb. 4 *a* zeigt die Lichtintensität zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse in Abhängigkeit von der Lufttemperatur (Vergl. auch Tab. 1). An kühlen Abenden ichwärmen die Mücken im Durchschnitt bei grösserer Helligkeit als an warmen Abenden. Diese negative Korrelation zwischen Lufttemperatur und Helligkeit ist :war mit $P < 0{,}1\,\%$ gut gesichert; sie ist jedoch nicht sehr eng (Bestimmtheits- nass $B = r^2 = 0.42$); dies spricht dafür, dass ausser der Lufttemperatur noch ındere Faktoren eine Rolle spielen. Es liegt nahe, zunächst zu untersuchen, velche Bedeutung der Wassertemperatur zukommt, bei der sich die Schwarm- nücken entwickelt haben.

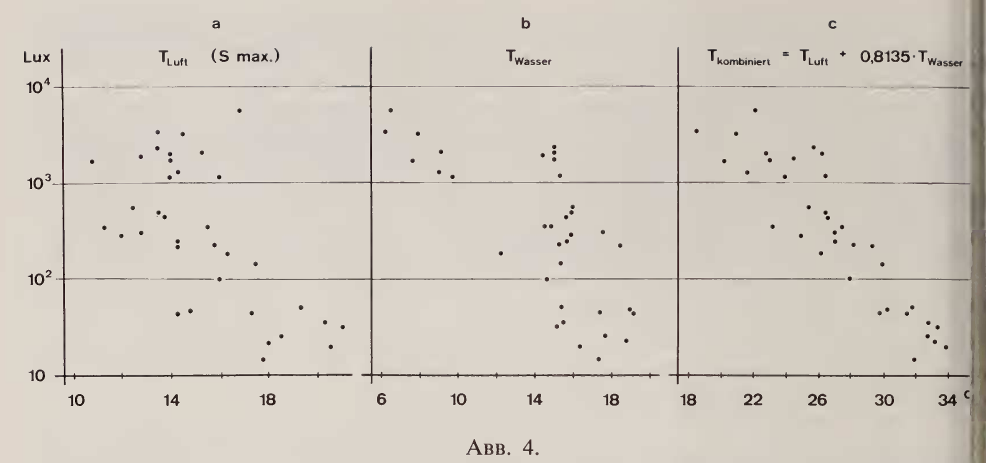


ABB. 4.

Lichtintensität zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse in Abhängigkeit von verschiedenen Temperaturen. — Ordinate: Lichtintensität in Lux. — Abszisse: Temperatur in °C. — *a)* Lufttemperatur zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse. — *b)* Durchschnittliche Wassertemperatur von 200 Grad-Tagen vor dem Schlüpfen. — *c)* Kombinierte Temperatur (Vergl. Text).

DIE HELLIGKEIT ZUR ZEIT DER MAXIMALEN SCHWARMGRÖSSE IN ABHÄNGIGKEIT VON DER WASSERTEMPERATUR

FISCHER und ROSIN (1968) haben gezeigt, dass die Helligkeit, bei der *Ch. nuditarsis* schlüpft, von der Wassertemperatur abhängt. Bei 18° C. gehaltene Larven schlüpfen hauptsächlich in der Dämmerung, bei 13° C. aufgezogene jedoch am Vormittag. Es ist sehr wohl möglich, dass die Wassertemperatur nicht nur die Beziehung zwischen Lichtintensität und Schlüpfen steuert, sondern auch diejenige zwischen Helligkeit und Schwärmen. Es handelt sich ja in beiden Fällen um eine Aktivität der Imago. In Abb. 4 *b* ist nun die Helligkeit zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse in Abhängigkeit von der Wassertemperatur dargestellt.

Es handelt sich hier um die mittlere Wassertemperatur der 200 Grad-Tage vor dem Schlüpfen. Wenn die Wassertemperatur berücksichtigt werden soll, stellt sich die Frage, wann im Larven- oder Puppenleben die Temperatur einen nachhaltigen Einfluss ausüben könnte. Ist eine kurze, sensible Phase wirksam oder der gesamte Temperaturverlauf in einem längeren Entwicklungsabschnitt? — Hierzu sind uns keine experimentellen Daten bekannt. Da bei wechselwarmen Tieren die Temperatursumme zum Durchlaufen eines bestimmten Entwicklungsabschnittes annähernd konstant ist (EIDMANN, 1970), haben wir die vor dem Schwärmen liegende Zeit in konstante Zahlen von Grad-Tagen unterteilt (Tab. 2). 200 Grad-Tage bedeuten bei 20° C 10 Tage, bei 8° C aber 25 Tage. Die Wassertemperatur kann für jedes Datum vor dem Schwärmtag aus dem Temperaturdiagramm des Wohlensees entnommen werden. Warum gerade die durchschnittliche Temperatur der 200 Grad-Tage vor dem Schlüpfen gewählt worden ist, geht aus dem nächsten Abschnitt hervor.

Die Entwicklungszeit ist vom Vortag des Schwärmens an zurückverfolgt orden; dies, weil nach Fischer (1969 *b*) und Römer (1970 *a*) angenommen werden ınn, dass die schwärmenden Mücken durchschnittlich schon etwa einen Tag t sind.

Die Helligkeit zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse in Abhängigkeit von eser mittleren Wassertemperatur ergibt ebenfalls eine sehr gut gesicherte orrelation ($P < 0.1\%$), doch ist das Bestimmtheitsmass mit $B = 0.51$ nur enig grösser als dasjenige für die Beziehung zwischen Helligkeit und Luftmperatur. Dies zeigt, dass mit dieser Wassertemperatur ebenfalls nur ein Teil :r wirksamen Faktoren erfasst ist. Eine Kombination von Luft- und Wassermperatur führt aber zu einer wesentlich engeren Korrelation mit der Helligkeit, :i der die Mücken schwärmen.

IE HELLIGKEIT ZUR ZEIT DER MAXIMALEN SCHWARMGRÖSSE IN ABHÄNGIGKEIT VON EINER KOMBINATION VON LUFT- UND WASSERTEMPERATUR

Da einerseits sowohl im Frühjahr als auch im Herbst die Mücken bei hoher ichtintensität schwärmen, andererseits im Frühjahr relativ niedrige Wasser:mperaturen mit relativ hoher Lufttemperatur, im Herbst dagegen relativ hohe Vassertemperaturen mit relativ niedriger Lufttemperatur verbunden sind (Tab. 1), t zu erwarten, dass eine Kombination von Luft- und Wassertemperatur mit der ichtintensität, bei der die Mücken schwärmen, stärker korreliert ist, als die eiden Temperaturen einzeln genommen. In dem nachfolgend beschriebenen tatistischen Verfahren wird die Helligkeit in Beziehung gesetzt zu einer linearen ombination von Luft- und Wassertemperatur. Die beiden Temperaturen werden ɔ kombiniert, dass diese Kombinationstemperatur mit der Helligkeit, bei der ie Mücken schwärmen, möglichst eng korreliert ist.

Die Lufttemperatur sei mit x_1, die Wassertemperatur mit x_2 und die Lichtintensität, emessen in log Lux, mit y bezeichnet. x bedeute die kombinierte Temperatur und sei ie folgt zusammengesetzt: $x = x_1 + c \cdot x_2$. Der Faktor c ist nun so zu wählen, dass x ıöglichst eng mit y korreliert ist, d.h. dass das Bestimmtheitsmass B zwischen diesen rössen möglichst gross wird: $B = S^2{}_y / S_{xx} \cdot S_{yy}$ = Maximum. Anstelle von x ist $_1 + c \cdot x_2$ zu setzen. Schreiben wir statt x_1 und x_2 nur die Indices (wie bei Linder 1960, . 187), so wird

$S_{xx} = S_{11} + 2cS_{12} + c^2 S_{22}$ und $S_{xy} = S_{1y} + cS_{2y}$

lso $B = (S_{1y} + cS_{2y})^2 / (S_{11} + 2cS_{12} + c^2 S_{22}) \cdot S_{yy}$ = Maximum.

$dB/dc = O$ ergibt $c = (S_{12} \cdot S_{1y} — S_{11} \cdot S_{2y}) / (S_{12} \cdot S_{2y} — S_{22} \cdot S_{1y})$.

Für die 35 Schwärmtage der Jahre 1969 und 1970 (Tab. 1), bei denen die Helligkeit y) und die Lufttemperatur (x_1) zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse gemessen und

eine bestimmte Wassertemperatur (x_2) vor diesen Tagen ermittelt worden ist, kann nı mit obiger Formel die Grösse c berechnet werden. Die kombinierte Temperatur x $x_1+c \cdot x_2$ ist jetzt mit der Lichtintensität möglichst eng korreliert. Die Stärke der Korrel tion hängt nun aber noch von der Wassertemperatur ab. Es gilt jetzt, diese zu variiere um zu prüfen, welche Werte zu dem grössten Bestimmtheitsmass führen. Hier gibt theoretisch viele Möglichkeiten. Die für die Temperatur sensible Phase kann kürzer od länger sein und mehr oder weniger weit zurückliegen. Wir haben hier die Annahr getroffen, die mittlere Temperatur der gesamten Entwicklungszeit von einem bestimmt Stadium an bis zur Imago sei massgebend. Daher ist die durchschnittliche Temperat von 20, 40 etc. bis 320 Grad-Tagen vor jedem Schwärmtag ermittelt und für jede Za von Grad-Tagen die Korrelation der besten Kombination von Luft- und Wassertemp ratur mit der Lichtintensität berechnet worden (Tab. 2).

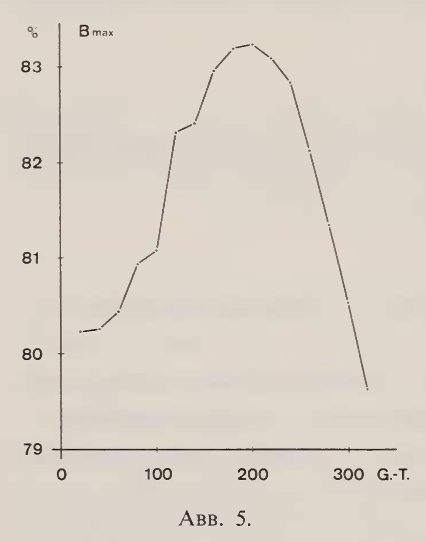


ABB. 5.

Bestimmtheitsmass der Korrelation zwischen Lichtintensität zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse und kombinierter Temperatur in Abhängigkeit von der durchschnittlichen Wassertemperatur einer wechselnden Zahl von Grad-Tagen (G. T.). Diese sind vom Vortag des Schwärmens an zurückgezählt worden (vergl. Tab. 2).

Abb. 5 zeigt, wie das Bestimmtheit mass zunächst zunimmt, wenn mehr Gra Tage für die Wassertemperatur einbez gen werden. Bei einer Wassertemperatu die den Durchschnitt über die letzten 2(Grad-Tage vor dem Schlüpfen darstel wird mit c = 0,8135 und B = 83,2% e Maximum erreicht; dann sinkt das B stimmtheitsmass wieder beträchtlich. D bei 200 Grad-Tagen erreichte hohe Korr lation zeigt, dass 83% der Streuung d Lichtintensität durch die unterschiedliche Luft- und Wassertemperaturen erklärb sind. Wir können uns nicht vorstellen, da die Helligkeitspräferenz für das Schwärme und die beiden Temperaturen gemeinsa von einem übergeordneten Faktor abhä gen. Deshalb sind wir der Ansicht, dass m der zur Schwärmzeit gemessenen Luftten peratur und der während der letzte Entwicklungszeit herrschenden Wasse temperatur die Hauptfaktoren erfasst sin die das Helligkeitspräferendum bedinge

Ähnliche Kurven ergeben sich, wenn nicht die mittlere Temperatur der in Tab. links aufgeführten Zeitabschnitte vor dem Schwärmen der Imagines in die Rechnur eingesetzt werden, sondern das gleitende Mittel für 60 Grad-Tage und für 120 Gra Tage. Die beiden maximalen Bestimmtheitsmasse fallen dabei ganz ähnlich aus (B = 0,823 für die mittlere Wassertemperatur von 100—160 Grad-Tagen und B = 0,830 fi diejenige von 60—180 Grad-Tagen vor der Imago). Dies zeigt, dass nicht unbedingt d gesamten letzten 200 Grad-Tage von Bedeutung sind.

Die Summe aus Lufttemperatur und 0,8135 mal die mittlere Wassertemperatur :r letzten 200 Grad-Tage ist also viel enger mit der Lichtintensität korreliert als e Lufttemperatur oder die Wassertemperatur allein (Abb. 4 c). Welchen Entwick-ngsabschnitt die letzten 200 Grad-Tage umfasst, muss noch untersucht werden. Es irfte sich um die Stadien der Vorpuppe und Puppe handeln. In diesen Stadien üssen offenbar Prozesse ablaufen, die sich bei der Imago auf die Helligkeit, bei :r die Mücken schwärmen, auswirken. Daneben scheint die Temperatur zur

Tab. 2

Korrelation zwischen Lichtintensität und Temperatur

Grad — Tage	Bestimmtheitsmass B		c
	Wassertemperatur allein	Wasser- und Lufttemperatur kombiniert	
20	0.6013	0.8023	1.0829
40	0.5574	0.8025	0.9715
60	0.5353	0.8042	0.9172
80	0.5284	0.8092	0.9206
100	0.4948	0.8106	0.8722
120	0.5258	0.8228	0.8964
140	0.5332	0.8238	0.8795
160	0.5255	0.8294	0.8677
180	0.5180	0.8316	0.8391
200	0.5091	0.8320	0.8135
220	0.4951	0.8307	0.7899
240	0.4845	0.8281	0.7734
260	0.4731	0.8209	0.7553
280	0.4561	0.8134	0.7300
300	0.4435	0.8051	0.7152
320	0.4310	0.7959	0.6875
Lufttemperatur allein: B = 0.4227			

chwärmzeit ebenfalls eine Rolle zu spielen. In welcher Weise diese beiden 'emperaturen wirksam werden könnten, ist für *Ch. plumosus* noch nicht unter-ucht. Im folgenden Abschnitt sollen aber verschiedene Möglichkeiten disku-ert werden.

DISKUSSION

Nach den vorliegenden Befunden steht fest, dass die sehr unterschiedlichen lelligkeitspräferenzen für das Schwärmen den Temperaturunterschieden zuge-chrieben werden müssen; sind doch mit der Wassertemperatur während der

letzten Entwicklungszeit und mit der Lufttemperatur sowie der Lichtintensitä während des Schwärmens die hauptsächlichsten Faktoren erfasst, welche d Schwärmzeit festlegen (Tab. 2). Wahrscheinlich wirken sich Wasser- und Luf temperatur je auf mehrfache Art und Weise aus; einige Möglichkeiten sollen nu aufgezeigt werden:

1. Die Lufttemperatur wirkt sich direkt auf die Aktivität de Imagines aus. Die untere Aktivitätsgrenze für das Schwärmen dürfte bei 8° liegen; es scheint aber, dass auch Lufttemperaturen von 9° C bis gegen 12° C da Schwärmen noch deutlich beeinträchtigen. Dies geht aus den nachfolgende Beobachtungen hervor:

An extrem kühlen Morgen bilden sich keine Schwärme (vergl. auch RÖMER ur ROSIN, 1969, S. 737). Am 22.6.68 schwärmten etliche Mücken während der Aben dämmerung bei 10° C. Am folgenden Morgen betrug die Lufttemperatur bei Sonne aufgang 5,5° C. Es wurden keine fliegenden Mücken festgestellt. Von Baumästen wegg schüttelte Tiere landeten sofort wieder am Boden. Auch am 10.6.68 schwärmten währer der Abenddämmerung bei 10° C nur einige hundert Individuen. Während der Morge dämmerung des folgenden Tages (6,5° C) konnten wieder keine Schwärme festgeste werden, jedoch einzelne, vorüberfliegende Männchen. Am 13.6.68 schliesslich bilde sich auch am Morgen bei 7,7° C ein Schwärmchen von etwa 600 Mücken über der Ve suchsapparatur, doch konnte an diesem Morgen nur ein einziges Kopulationspa beobachtet werden. Bei 12° C am Abend vorher war aber ein relativ grosser Schwar zu sehen; Mücken waren also in grosser Zahl vorhanden.

Somit könnten sich stark abfallende Tagestemperaturen im Frühjahr auf da Flugvermögen auswirken und dem Schwärmen schon bei relativ grosser Helligke ein Ende setzen. Der plötzliche Abbruch des Schwärmens am 31.5.70 (Abb. 1 könnte so erklärt werden, nicht aber der frühere Beginn des Schwärmens i Frühjahr und Herbst. Die temperaturbedingte Aktivitätsbeschränkung ist als für die Schwärmzeit nur von untergeordneter Bedeutung.

2. Die Wassertemperatur könnte über temperaturabhängige Prozesse a die Entwicklung der Komplexaugen und damit auf das Sehvermöge wirken. Da beim Zustandekommen des Schwarmes bei *Ch. plumosus* die optisch Orientierung eine wichtige Rolle spielt, könnte auf diesem Wege die Helligkei bei der die Mücken schwärmen, von der Wassertemperatur abhängig sein. B *Ch. plumosus* haben wir übereinstimmend mit den Befunden von MÖLLER (196 und 1964) an *Ch. halophilus* feststellen können, dass Frühjahrs- und Spätherbs mücken, welche sich bei tieferen Wassertemperaturen entwickelt haben müsse als Hochsommermücken, eine viel stärkere Körperpigmentierung zeigen a letztere. Findet auch in den Retina-, Iris- und Nebenpigmentzellen der Ommat dien eine stärkere Pigmenteinlagerung statt, so wird die Lichtempfindlichkeit de Komplexauges dadurch herabgesetzt. Im Frühjahr und Herbst würde demnac die das Schwärmen auslösende Helligkeitsempfindung schon bei objektiv vi

grösseren Lichtintensitäten erreicht, als im Sommer. Unsere Befunde deuten darauf hin, dass die Schwärmhelligkeit während der Vorpuppen- und Puppenzeit determiniert wird, also dann, wenn sich die Komplexaugen entwickeln. Über den genauen Zeitabschnitt der Pigmentierung der Augen und über deren Temperaturabhängigkeit ist aber unseres Wissens bei *Chironomus* noch wenig bekannt.

Bei *Ch. halophilus* (MÖLLER, 1964) wird die temperaturabhängige Thoraxpigmentierung während des frühen Puppenstadiums determiniert und bei *Ch. strenzkei* Fittkau (PLATZER, 1967) erfolgt die Pigmentierung der Imagoaugen kurz vor der Puppenhäutung.

Mit obiger Hypothese lassen sich entsprechend auch die Befunde von FISCHER und ROSIN (1968) an *Ch. nuditarsis* erklären. Bei dieser Art ist experimentell nachgewiesen, dass die temperaturabhängige Helligkeitspräferenz für das Schlüpfen der Imago während der Vorpuppenzeit determiniert wird.

Auch für *Culiciden* ist bekannt, dass die Pigmentierung hauptsächlich kurz vor- und während der Puppenzeit erfolgt. Während dieser Stadien entwickelt sich hier das imaginale Komplexauge besonders stark, möglicherweise schon bis zu seiner definitiven Grösse (SATÔ, 1953*a* und 1953*b*).

3. Die Tatsache, dass die Lufttemperatur am Schwärmtag mit der Helligkeit korreliert ist, könnte ihre Ursache ebenfalls im Sehvermögen haben. Bei *Anopheles sinensis* und *Aedes japonicus* (SATÔ, 1953 *a* und 1953 *b*) erreicht die Ommatidienlinse bei 20° C erst 2 Tage nach dem Schlüpfen, bei 25° C einen Tag nach dem Schlüpfen die maximale bikonvexe Krümmung und das Ommatidium als dioptrischer Apparat damit die maximale Lichtstärke. Falls die Augenentwicklung bei *Ch. plumosus* ähnlich verläuft, würde sich die Temperatur der ersten Imaginaltage auf das Helligkeitssehen so auswirken, dass bei tiefer Temperatur die Augen der Schwarmmücken noch nicht voll entwickelt sind und also weniger Licht sammeln als bei hoher Temperatur. Man kann sich also vorstellen, dass *Ch. plumosus* bei grösserer Helligkeit schwärmt, wenn kühle Wetterperioden die Linsenentwicklung stark verzögert haben und es ist zu erwarten, dass das Bestimmtheitsmass der Korrelation zwischen Lichtintensität zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse und der Lufttemperatur (Tab. 2) grösser ausfallen würde, wenn die Temperaturverhältnisse während der gesamten Imaginalzeit berücksichtigt worden wären und nicht nur die momentane Lufttemperatur zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse.

4. Dass das Sehvermögen für das Schwärmen wichtig ist, geht auch aus Abb. 1 *b* hervor. Die Morgendämmerungsschwärme erreichen bei geringerer Helligkeit ihre maximale Grösse als diejenigen zur Zeit der Abenddämmerung. Dieser Unterschied könnte auf eine Adaptationsfähigkeit des Komplexauges zurückzuführen sein.

Für Chironomiden und Culiciden ist sie in mehreren Arbeiten nachgewiesen (Tuurala, 1963; Satô, 1950, 1951 und 1957)[1]. Bei der Morgendämmerung sind die Augen dunkeladaptiert, sodass die Mücken (infolge grösserer Lichtempfindlichkeit ihrer Augen) schon bei niedrigerer Helligkeit genügend sehen können und schwärmen. Im weiteren hat die Untersuchung von Satô, Katô und Toriumi (1957) gezeigt, dass bei *Culex pipiens* (var. *pallens* Coquillet) offenbar ein Zusammenhang besteht zwischen der Aktivitätszeit der Mücken und der Adaptationszeit ihrer Komplexaugen. Bei gleichen Lichtverhältnissen unterscheiden sich die Aktivitätszeiten von Männchen und Weibchen, entsprechend aber auch die Adaptationszeiten der Komplexaugen beider Geschlechter. Vielleicht liessen sich auch die etwas differierenden Schwärmzeiten beider Geschlechter von *Chironomus plumosus* (Römer, 1970*a*: S. 613 und 1970*b*: S. 952) auf unterschiedliche Adaptationseigenschaften zurückführen.

Das unterschiedliche Sehvermögen könnte also der Hauptgrund dafür sein, dass *Ch. plumosus* im Jahresverlauf bei ganz verschiedenen Helligkeiten schwärmt. Das Helligkeitssehen würde einerseits durch die von der Wassertemperatur abhängige Pigmentierung der Imaginalaugen gesteuert, andererseits durch deren von der Lufttemperatur abhängige Spätentwicklung beeinflusst. Die beiden Temperaturen müssten somit gleichsinning auf das Helligkeitssehen und damit auf die Schwärmzeit wirken, was unseren Befunden entspricht. Dies kommt in der engen Korrelation zwischen der Helligkeit beim Schwärmen und einer linearen Kombination von Wasser- und Lufttemperatur zum Ausdruck.

Zusammenfassung

1. Am Wohlensee bei Bern (46° 58′ N; 7° 19′ E) sind die täglichen Schwärmzeiten von *Chironomus plumosus* unter besonderer Beachtung der Licht- und Temperaturverhältnisse ab anfangs Mai bis Mitte Oktober registriert worden.

2. *Ch. plumosus* schwärmt während der starken Lichtintensitätsänderung zur Zeit der Abend- und Morgendämmerung.

3. Im Frühjahr und Herbst liegen die Schwärmzeiten vor Sonnenuntergang, im Sommer jedoch nach Sonnenuntergang; dieser sukzessiven Verschiebung der Schwärmzeit im Verlaufe des Jahres entspricht eine Verschiebung des Lichtintensitätsbereiches, bei dem die Mücken schwärmen.

4. Es besteht eine lockere, negative Korrelation zwischen der Lufttemperatur und der Lichtintensität zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse; eine etwas stärkere negative Korrelation besteht zwischen der Wassertemperatur des Wohlensees während der letzten Entwicklungszeit der Schwarmmücken und dieser

[1] Herrn P. L. Herrling, Zoologisches Institut der Universität Zürich, danken wir für die wertvollen Literaturhinweise.

ichtintensität; die beste Korrelation (r = — 0,91) ergibt sich bei einer linearen ombination der beiden Temperaturen.

5. Mit der Lichtintensität zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse und den ›iden erwähnten Temperaturen sind die wichtigsten Faktoren erfasst, welche e Schwärmzeit festlegen.

6. Es wird diskutiert, auf welche Art und Weise Luft- und Wassertemperatur e Entwicklung sowie die Funktionsweise des Komplexauges modifizieren und so ber das Sehvermögen die Verschiebung der täglichen Schwärmzeiten hervorrufen önnten.

Résumé

1. Les périodes journalières de vol en essaim de *Chironomus plumosus* ont é enregistrées au bord du lac de Wohlen près de Berne (46° 58′ N; 7° 19′ E), u début de mai à mi-octobre et il a été tenu compte surtout des conditions de ımière et de température.

2. *Ch. plumosus* vole en essaim pendant le fort changement d'intensité lumi-›use à l'aurore et au crépuscule.

3. Au printemps et en automne, les périodes de vol en essaim se situent vant, mais en été après le coucher du soleil; à ce déplacement alternatif de la ériode de vol en essaim au cours de l'année correspond un décalage de l'intensité ımineuse.

4. Il existe une corrélation négative assez lâche entre la température atmos-hérique et l'intensité lumineuse au moment où l'essaim atteint son ampleur ıaximale; une corrélation négative un peu plus marquée existe entre la tempé-ıture de l'eau du lac de Wohlen pendant la dernière période de développement es moustiques et cette intensité lumineuse; la meilleure corrélation (r = — 0,91) onne une combinaison linéaire des deux températures.

5. L'intensité lumineuse et la température atmosphérique au moment où essaim atteint son ampleur maximale, ainsi que la température de l'eau, sont s facteurs les plus importants qui déterminent la période de vol en essaim.

6. Il est discuté de quelle manière la température de l'air et de l'eau peuvent ıodifier le développement et la fonction de l'œil complexe et par là provoquer n décalage des périodes journalières de vol.

Summary

1. The daily swarming periods of *Chironomus plumosus* were taped und special consideration of light intensity and temperature at the lake of Wohl (46° 58′ N; 7° 19′ E) from the beginning of May till the middle of October.

2. *Ch. plumosus* is swarming during the great change of light intensity disk and dawn.

3. In spring and autumn *Ch. plumosus* is swarming before sunset, in summ after sunset; this gradual shift of the swarming period in the course of a ye corresponds to a shift in the scope of the light intensity in which the midges a swarming.

4. There is a slack negative correlation between the temperature of the a and the light intensity at the peak stage of the swarm; and there is a somewh tenser negative correlation between the temperature of the water of the lake Wohlen during the last period of development of swarming midges and the lig intensity. The best correlation (r = — 0,91) results from a linear combination the two temperatures.

5. The most important factors determining the swarming period are covere with the light intensity at the peak stage of the swarm and the two (above me tioned) temperatures.

6. It is discussed how air- and watertemperature could modify developme and function of the compound eye of *Chironomus* and in what way eye develo ment could cause the shift of the daily swarming period.

LITERATUR

Eidmann, H. 1970. *Lehrbuch der Entomologie.* Hamburg und Berlin, P. Parey.

Fischer, J. 1969*a*. *Das larvale Wachstum von Chironomus nuditarsis Str.* Rev. suiss Zool. 76: 727-734.

— 1969*b*. *Zur Fortpflanzungsbiologie von Chironomus nuditarsis.* Str. Rev. suiss Zool. 76: 23-55.

— und S. Rosin. 1968. *Einfluss von Licht und Temperatur auf die Schlüpf-Aktivitä von Chironomus nuditarsis Str.* Rev. suisse Zool. 75: 538-549.

Hilsenhoff, W. L. 1966. *The Biology of Chironomus plumosus (Diptera: Chironomidae in Lake Winnebago, Wisconsin.* Ann. ent. Soc. Am. 59: 465-473.

Klötzli, A. M., F. Römer und S. Rosin. 1971. *Jahreszeitliche Grössenvariation be Chironomus plumosus L.* Rev. suisse Zool. 78: 587-603.

Koskinen, R. 1969. *Observations on the swarming of Chironomus salinarius Kieff. (Diptera, Chironomidae)*. Ann. zool. fenn. 6: 145-149.

Linder, A. 1960. *Statistische Methoden für Naturwissenschafter, Mediziner und Ingenieure*. Basel, Birkhäuser.

Möller, J. 1964. *Über die temperaturabhängige Variabilität der Pigmentierung von Chironomus halophilus Kieff.* Arch. Hydrobiol. 60: 358-365.

— 1966. *Die Färbung als diagnostisches Merkmal bei Chironomiden*. Gewäss. Abwäss. 41/42: 38-43.

Platzer, I. 1967. *Untersuchungen zur Temperaturadaptation der tropischen Chironomidenart Chironomus Strenzkei Fittkau (Diptera)*. Z. vergl. Physiol. 54: 58-74.

Römer, F. 1970*a*. *Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flugtonhöhe beim Schwärmen von Chironomus plumosus L.* Rev. suisse Zool. 77: 603-616.

— 1970*b*. *Flugtöne der Weibchen und Locktöne für Männchen von Chironomus plumosus L. beim Schwärmen*. Rev. suisse Zool. 77: 942-959.

— und S. Rosin. 1969. *Untersuchungen über die Bedeutung der Flugtöne beim Schwärmen von Chironomus plumosus L.* Rev. suisse Zool. 76: 734-740.

Satô, S. 1950. *Compound eyes of Culex pipiens var. pallens Coquillett. (Morphological studies on the compound eye in the mosquito, No. I.)* Sci. Rep. Tôhoku Univ., Biol. 18: 331-341.

— 1951. *Developement of the compound eye of Culex pipiens var. pallens Coquillett. (Morphological studies on the compound eye in the mosquito, No. II.) Ibid.* 19: 23-28.

— 1953*a*. *Structure and development of the compound eye of Aedes (Finlaya) japonicus Theobald. (Morphological studies on the compound eye in the mosquito, No. III.) Ibid.* 20: 33-44.

— 1953*b*. *Structure and development of the compound eye of Anopheles hyrcanus sinensis Wiedemann (Morphological studies on the compound eye in the Mosquito, No. IV.) Ibid.* 20: 45-53.

— 1957: *On the dimensional charakters of the compound eye of Culex pipiens var. pallens Coquillett. (Morphological studies of the compound eye in the mosquito, No. V.) Ibid.* 23: 83-90.

— , M. Katô and M. Toriumi. 1957. *Structural changes of the compound eye of Culex pipiens var. pallens Coquillet in the process to dark adaptation. Ibid.* 23: 91-100.

Syrjämäki, J. 1966. *Dusk swarming of Chironomus pseudothummi Strenzke (Dipt., Chironomidae)*. Ann. zool. fenn. 3: 20-28.

— 1967. *Laboratory studies on the swarming behaviour of Chironomus strenzkei Fittkau in litt. (Dipt., Chironomidae)*. Ann. zool. fenn. 4: 19-28.

Tuurala, O. 1963. *Bau und photomechanische Erscheinungen im Auge einiger Chironomiden (Dipt.)*. Ann. ent. fenn. 29: 209-217.